Fjärilarnas anpassningar till årstiderna – en historia om plasticitet

SÖREN NYLIN

Nylin, S.: Fjärilarnas anpassningar till årstiderna – en historia om plasticitet. [**Seasonal adaptations in butterflies – a story on plasticity.**] – Ent. Tidskr. 117 (1-2): 1-10. Uppsala, Sweden 1996. ISSN 0013-886x.

Årstidernas växlingar ställer stora krav på fjärilar och andra insekter i tempererade områden. Det naturliga urvalet har skapat en mängd anpassningar för att möta dessa krav: migration, säsongsformer och plastiska (flexibla) livscykler. Ny forskning visar att fjärilarnas larver använder sig av dagslängden för att kontinuerligt "stämma av" tillväxt och utveckling mot tiden på året, de växer fortare när det är bråttom och tar det lugnt när det finns överskottstid.

S. Nylin, Zoologiska institutionen, Stockholms universitet, S-106 91 Stockholm, Sweden.

Introduktion

Årstidernas växlingar är dramatiska i ett land som Sverige. En kall och mörk vinter, kanske med ett meterdjupt snötäcke, följs av en vår och sommar då markerna exploderar av liv – inte minst av insekter. Framåt hög- och sensommaren är luften en varm dag fylld av fjärilar, flugor, myggor, steklar och sländor. På marken, på örter, i buskar och träd, myllrar det av skalbaggar, skinnbaggar, gräshoppor och myror. Mot hösten försvinner insekterna, en efter en, och man ser snart bara till en och annan frostfjäril och någon vilsen fluga. När vintern kommit på allvar är allt insektsliv försvunnet, och vi får vänta tills nästa vår innan det på något magiskt sätt dyker upp på nytt, till synes från ingenstans. Vart tar de vägen på vintern? Varför kommer en del insekter fram redan tidigt på våren och andra på sensommaren? Hur vet de när det är dags? De flesta insektsintresserade har säkert funderat över sådana frågor och tagit reda på en del av svaren, men mycket när det gäller insekternas anpassningar till årstidernas växlingar är nog okänt för de flesta. Det är först under senare år som det blivit känt hur "plastiska" insekterna kan vara i sitt sätt att leva. Deras flexibla genetiska program gör att de kan använda information från omvärlden för att fininställa tillväxt och utveckling. Här tänkte jag kort sammanfatta några resultat från de studier av plasticitet hos dagfjärilar som jag bedriver vid avdelningen för Evolutionär Ekologi vid Stockholms universitet. I detta projekt ingår även Karl Gotthard, som är doktorand under min handledning, och emellanåt samarbetar vi med kollegorna Christer Wiklund, Per-Olof Wickman, Olof Leimar och Bengt Karlsson, som alla bedriver egen forskning på närliggande områden.

Migration: bättre fly än illa fäkta

När hösten och vintern kommer blir förhållandena snart omöjliga för insekterna. Växelvarma som de är kan de inte ens röra sig om det blir alltför kallt. Arter som uppträder tidigt på våren eller sent på sommaren, som nässelfjärilen (*Aglais urticae*), och arter som är aktiva även när det är mulet ute, som humlor, känns igen på att de ofta är mörka (för att absorbera solinstrålningen) och håriga (för att bättre behålla den kroppsvärme som muskelaktiviteten genererar). De har också ofta förmågan att (liksom vi själva) "rysa", köra musklerna på "tomgång", för att generera mera värme. Men

dessa anpassningar till svalt väder förslår ändå inte långt när temperaturen kryper ned mot nollstrecket. Dessutom är de flesta insekter för sin föda direkt eller indirekt beroende av de växter som nu vissnar ned. Då finns det två alternativ: att ge sig av, eller att stanna och kämpa.

Några få insektsarter är kända för att de migrerar (flyttar) i takt med årstidernas växlingar. Bland dagfjärilarna är det mest kända exemplet den nordamerikanska monarkfjärilen (*Danaus plexippus*), som varje år flyttar mellan övervintringsplatserna i Mexico och södra USA (där miljoner fjärilar kan täcka trädstammarna) och fortplantningsområdena längre norrut i USA och Kanada. I Sverige har vi också våra migranter, men det finns inga belägg för att samma individ kan flytta tur- och retur, utan det sker i skilda generationer. Tistelfjärilen (*Vanessa cardui*), amiralen (*Vanessa atalanta*), kålfjärilen (*Pieris brassicae*) och rovfjärilen (*Pieris rapae*) överlever oftast inte vintern i vårt land, men populationerna fylls på årligen av migranter från Medelhavsområdet.

Att överleva en vinter

De flesta insekter har inget annat val än att försöka stanna och slåss mot kyla och svält. Det är en tuff utmaning, och långt ifrån alla individer klarar detta. Många arters populationer decimeras kraftigt under den kalla delen av året, men hämtar sig på nytt under sommaren. Detta är en av anledningarna till att våren kännetecknas av ett ganska fattigt insektsliv i jämförelse med sensommaren. En annan och viktigare anledning är att många arter övervintrar i ett tidigt utvecklingsstadium, t. ex. som ägg eller larv, och inte syns så mycket förrän de blivit vuxna senare på sommaren.

Övervintringen sker nämligen, med några få sällsynta undantag, alltid i ett och samma utvecklingsstadium hos en given art. Ofta övervintrar besläktade arter i samma stadium. När det gäller dagfjärilarna är larvövervintring vanligt. Det förekommer bl.a. hos många arter i familjen Pieridae (t.ex. höfjärilarna, *Colias*), hos många Lycaenidae (blå-, guld- och snabbvingar) och Nymphalidae (i Sverige särskilt gräsfjärilarna och nätfjärilarna). Äggövervintring är mindre vanligt, men den silverstreckade pärlemorfjärilen (*Argynnis paphia*) är ett exempel. Den lägger sina ägg på trädstammar i närheten av violer. På våren kläcks larven och kryper ned till violen, som är dess värdväxt. Puppövervintring förekommer exempelvis hos makaonfjärilen (*Papilio machaon*) och hos en del Pieridae, som rapsfjärilen (*Pieris napi*) och dess släktingar. Övervintring som vuxen fjäril förekommer hos citronfjärilen (*Gonepteryx rhamni*) och hos en grupp Nymphalidae som i vårt land representeras av nässelfjärilen, påfågelögat (*Inachis io*), vinbärsfuksen (*Polygonia c-album*), sorgmanteln (*Nymphalis antiopa*) och körsbärsfuksen (*Nymphalis polychloros*). Amiral och tistelfjäril hör också till denna grupp, och lite längre söderut i Europa (England, Belgien) övervintrar åtminstone den förra ibland, då som vuxen fjäril.

Här har vi alltså svaret på de frågor jag nämnde inledningsvis, nämligen vart insekterna tar vägen på vintern och varför vissa arter syns tidigt på våren och andra först senare. Först dyker förstås vuxenövervintrarna upp, som t.ex. många skalbaggar, myggor och flugor - och så en del fjärilsarter. De har suttit inkrupna i någon hålighet under vintern, som nässelfjärilen, eller gömda bland växter på marken, som citronfjärilen. Tidiga arter är också en del av puppövervintrarna, som rapsfjäril och björnbärssnabbvinge (*Callophrys rubi*). Först senare på sommaren ser vi larv- och äggövervintrare som gräsfjärilar, pärlemorfjärilar och nätfjärilar, och då är kanske redan vuxenövervintrarnas avkomma på vingarna och lägger på sig reservnäring inför vintern.

Det observerade mönstret att besläktade arter oftast övervintrar i samma utvecklingsstadium tyder på att vid en artbildning där en art delas i två, så "ärver" båda de nya arterna normalt samma övervintringsstadium. Anledningen till att övervintringsstadiet alltid är samma i en given art och så konservativt under evolutionen är troligen att övervintring för en insekt inte är någon enkel sak. I vårt stränga klimat kan det ske bara i ett tillstånd som kallas *diapaus*, ett ord som närmast kan översättas med "stopp i utvecklingen". Det är insektens hormonsystem som driver på och styr utvecklingen till färdig insekt, och det är också hormonsystemet som kan bromsa utvecklingen och därmed ge möjlighet att överleva vintern. Om utvecklingen fortsatte så skulle insekten förbruka resurser som inte kan ersättas genom föda under vintern. Till diapausen kan också vara kopplad särskilda anpassningar för att klara kylan, t.ex. kan ämnen utsöndras som förhindrar att vätskan i kroppen fryser och spränger cellerna inifrån vid minusgrader.

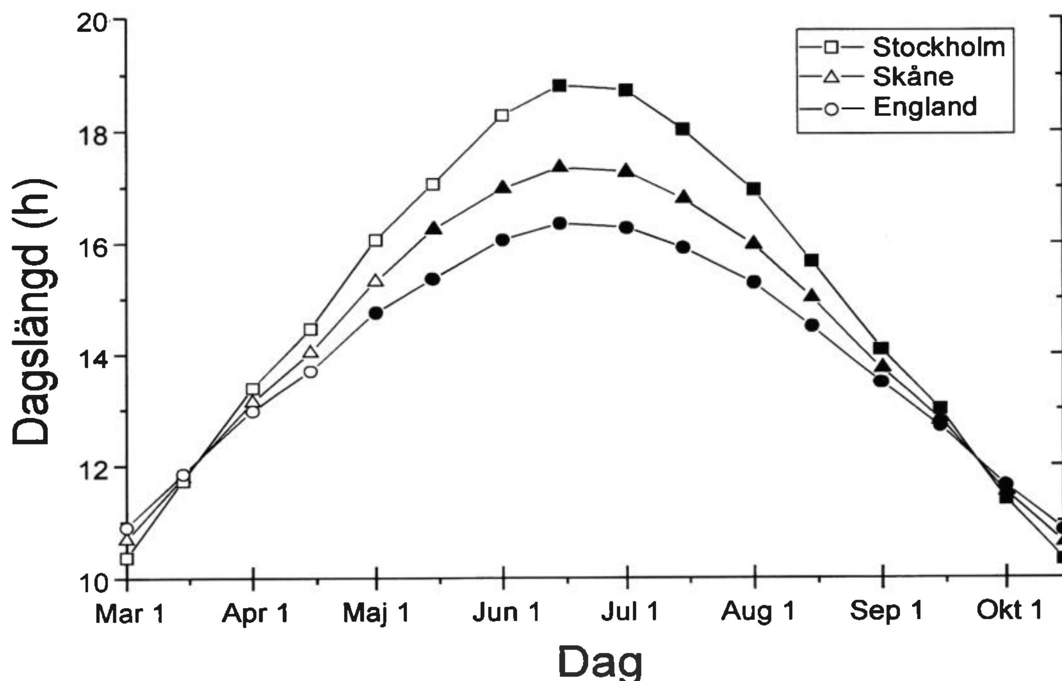


*Fig. 1. Dagslängden är insekternas almanacka - den ger information om tidpunkten på året. Figuren visar variation i dagslängd under sommarhalvåret vid tre latituder, motsvarande Stockholm, Skåne och södra England. De fyllda symbolerna markerar tidpunkter då larver av kvickgräsfjäril (**Pararge aegeria**) finns i fält i de tre populationerna.*

*Variation in daylength at latitudes corresponding to Stockholm, South Sweden and S. England. Filled symbols show when larvae of **Pararge aegeria** are present.*

Många insektsarter har bara en enda generation per år i Sverige, och varje individ måste alltså försöka sig på att övervintra. Andra arter hinner med två eller tre generationer, och det är först i sista generationen som större delen av populationen går in i diapaus och övervintrar.

Dagslängden: insektens almanacka

Hur kan då insekten veta att vintern närmar sig och det är dags för diapaus? Detta var en gåta som sysselsatte entomologerna mycket under seklets första hälft. Man fann samband med miljövariabler som temperatur, föda, fukt och ljus, men resultaten var ofta motsägelsefulla. Det var ryssen Danilevskii (1965) och andra pionjärer inom studiet av fotoperiodens (dagslängdens) inverkan på insekter som under sextiotalet fann svaret till slut. Numera vet man att snart sagt varje insekt i tempererade områden reagerar på information från dagslängden med att antingen gå in i diapaus eller genomgå "direktutveckling", d.v.s. nå könsmognad samma säsong. De andra miljöfaktorerna kan också vara av betydelse, men normalt bara i så motto att de modifierar svaret på dagslängden.

Fördelen med att använda dagslängdens upp- och nedgångar (Fig. 1) som signal för årstidernas gång är givetvis att det är en mer störningsfri och pålitlig signal än t.ex. temperatur, och att den även kan användas för att förutsäga framtida förhållanden. Att utvecklas direkt till könsmognad bara för att det är varmt kan vara farligt för en insekt, värmen kanske bara beror på en brittsommar som snabbt kan brytas av den första dödliga frosten. Om dagslängderna är mycket långa så innebär det däremot alltid att åtskilliga veckor återstår av

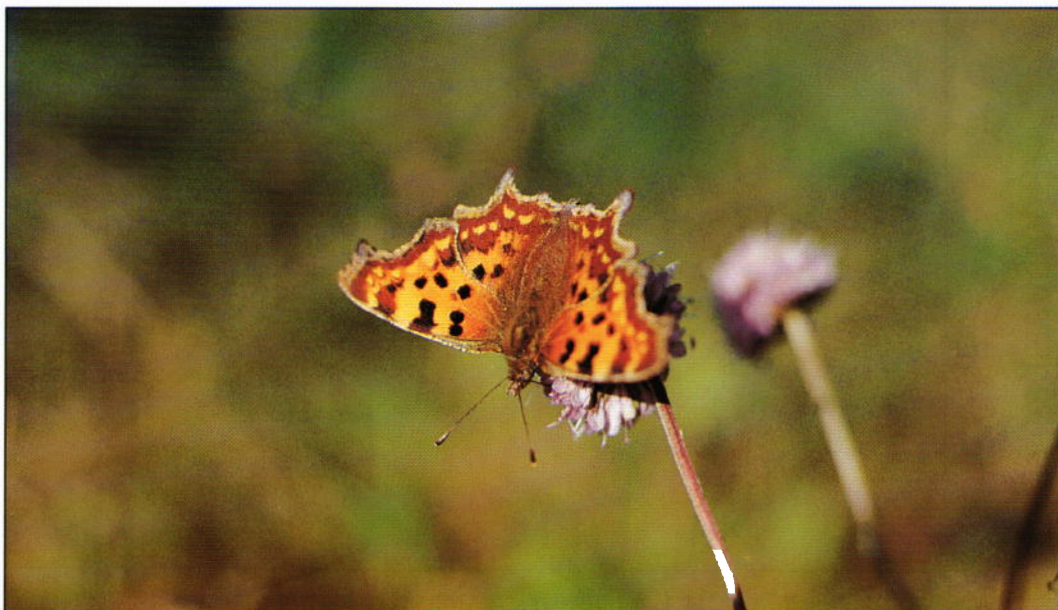


*Fig. 2. Vinbärsfuksen, **Polygonia c-album**, övervintrar som fullvuxen fjäril och syns därför på vingarna tidigt på våren och sent på sommaren, då nästa generation har kläckts. Foto: Christer Wiklund.*

***Polygonia c-album** hibernates as an adult butterfly, and is seen early in spring and late in summer when the next generation has eclosed.*

sommaren. Sålunda är den vanligaste typen av styrning av livscykeln ett s.k. "långdagssvar", d.v.s. långa dagslängder gör att insekten direktutvecklar medan korta dagar inducerar en diapaus.

Det avgörande är den dagslängd som råder under ett eller flera "känsliga" utvecklingsstadier som infaller *före* det potentiellt diapauserande stadiet. Hos puppövervintrande fjärilar är det t.ex. de sista larvstadierna som är känsliga för dagslängden, och det är då som insektens hormonmaskineri kan ställas om för diapaus. Andra typer av svar på dagslängder förekommer också, men mer sällsynt. Vinbärsfuksen (Fig. 2) är t.ex. känslig inte bara för dagens längd i absoluta mått utan också för *förändringar* i dagslängden. Det räcker inte med långa dagslängder, utan krävs att dagslängden hela tiden ökar under larvperioden, d.v.s. att förpuppningen sker före midsommar, för att inducera direktutveckling hos svenska vinbärsfuksar (Nylin 1989, 1992). Förmodligen är detta ett sätt att lösa det enda stora problemet med att använda dagslängden för att styra livscykeln, nämligen att samma dagslängder inträffar både före och efter sommarsolståndet (Fig. 1) och därmed kan signalera både vår och höst. Det verkar som om åtminstone rapsfjärilen gör "fel" ibland, nämligen går in i diapaus p.g.a. korta dagslängder på våren, även under naturliga förhållanden (Wiklund et al. 1992). På så sätt kan den gå miste om en generation avkomma som den skulle kunna ha hunnit med, men detta är ändå ett mindre fatalt misstag än motsatsen, att direktutvecklas på hösten, och förmodligen tar rapsfjärilen helt enkelt det säkra före det osäkra.

Plasticitet och säsongsformer

Insekternas förmåga att "välja" utvecklingsväg - direktutveckling eller diapaus - utifrån yttre signaler som dagslängd och temperatur är ett exempel på vad man kallar "plasticitet", d.v.s. att en organism kan utvecklas och förändras för att anpassa sig till miljön, trots att den genetiska koden inte har förändrats. Plasticitet förekommer hos alla or-



Fig. 3. Interiör från laboratoriet. Med hjälp av klimatskåp där dagslängd och temperatur kan kontrolleras kan fjärilslarverna "luras" att tro att det är tidigt eller sent på sommaren. Larverna växer upp i burkar där värdväxten odlas. Foto: Sören Nylin.

Environmental cabinets are used to control daylength and temperature, and to simulate different dates in the summer.



*Fig. 5. Säsongsformer hos vinbärsfuksen, **Polygonia c-album**. Överst hona och hane av den direktutvecklande sommarformen, underst hona och hane av den övervintrande vår- och höstformen. Sommarformen förekommer normalt inte i Sverige, men kan framställas på laboratoriet genom att låta larverna utvecklas under stigande dagslängder - ett efterliknande av förhållandena under tidig sommar. Foto: Sören Nylin.*

*Seasonal forms of **Polygonia c-album**. Top: female and male of the directly developing summer form (produced when daylengths are increasing during larval development). Bottom: female and male of the hibernating form.*

ganismer. Vi själva blir ju t.ex. bruna i solen för att få ett bättre skydd för huden, och vi kan bli tjocka om vi äter mycket och rör oss lite (ursprungligen ett sätt att lägga upp reservnäring inför framtida svårare förhållanden). Samtidigt är det uppenbart att även plasticitet har en genetisk bakgrund: somliga av oss blir lätt bruna medan andra bara bränner sig, somliga tycks lägga på kilon hur lätt som helst medan andra förblir magra trots att de äter mycket. Det är alltså meningslöst att fråga sig om exempelvis fetma är "genetiskt" eller beror på att man äter för mycket, det är alltid en kombination av arvsanlag och miljö som avgör.

Likadant är det med insekternas plasticitet. Det är dagslängden som avgör om insekten ska direktutvecklas eller ej, men det är generna som avgör hur och vid vilken dagslängd "beslutet" ska tas och man finner ofta en genetisk variation på denna punkt, inom och mellan populationer. I det naturliga urvalet gynnas individer med gener som gör att de fattar rätt beslut, eftersom det är de som får mest avkomma som överlever till nästa år. Ett tydligt exempel på detta är de trender man kan se om man jämför hur livscykeln regleras i olika populationer av samma art. För att undersöka detta får man göra ett experiment: man föder upp fjärilar från flera olika populationer i laboratoriet, i klimatskåp där man kan reglera både temperatur och dagslängd (Fig. 3). På så sätt kan man "lura" insekterna att de lever tidigt eller sent under sommaren. En vanlig försöksuppställning är att utgå från en eller flera familjer av nykläckta fjärilslarver, som delas mellan ett antal skåp inställda på en serie dagslängder. I den kortaste dagslängden kanske det visar sig att alla individer går in i diapaus, i den längsta kanske alla direktutvecklas. Den

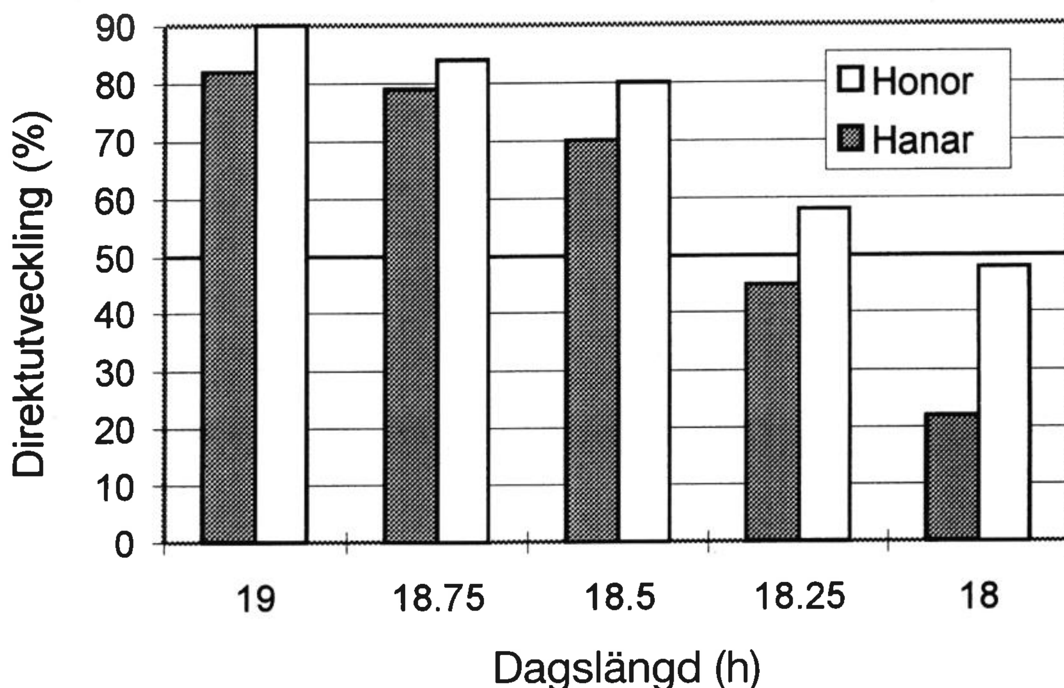


Fig. 4. Exempel på "kritisk" dagslängd hos rapsfjäril, ***Pieris napi****, i ett laboratorieförsök där larverna fått växa upp i klimatskåp. Här visas bara resultatet från det smala område av dagslängder där vissa individer direktutvecklar medan andra går in i diapaus. Andelen direktutvecklande djur minskar ju kortare dagslängden är, medan andelen djur som går in i puppdiapaus ökar. Den kritiska dagslängden är här ca 18 timmar för honor och något längre för hanar. Hanarna går alltså in i diapaus tidigare på hösten och satsar istället på att finna en partner efter övervintringen. Data från Wiklund et al. (1992).*

"Critical" daylength in ***Pieris napi****. The proportion of directly developing individuals is smaller, and the proportion of individuals entering pupal diapause is larger, in shorter daylengths. Males have higher thresholds and therefore enter diapause earlier.*

dagslängd där fördelningen är lika mellan direktutvecklande och diapauserande individer kallas den "kritiska" dagslängden (Fig. 4).

Vad väntar vi oss då för resultat när vi jämför populationer från olika latituder? Dagarna är ju längre i norr än i söder sommartid (Fig. 1) och det avspeglar sig i de kritiska dagslängderna på så sätt att de förskjuts mot kortare dagslängder i sydligare populationer. Detta fann vi t.ex. när vi jämförde populationer av kvickgräsfjärilen från Stockholm, Skåne och England (Nylin et al. 1995). Individer av Stockholmspopulationen ger upp sina möjligheter att direktutvecklas redan vid 19 timmars dagslängd, Skånepopulationen vid 17 och de engelska djuren vid 16 timmar.

Ett annat exempel på plasticitet som hjälper insekterna att anpassa sig till årstiderna är förekomsten av olika säsongsformer. Det är mycket vanligt att olika generationer av insekter ser olika ut eller skiljer sig på andra sätt som man förmodar ger en bättre anpassning till de tider på året då respektive form normalt förekommer. Hos skinnbaggar och bladlöss är det t.ex. vanligt med vingade respektive vinglösa former, där den vingade formen står för den årstidsvisa spridningen till nya lokaler. Hos fjärilar finns ett slående exempel på säsongsformer hos kartfjärilen (*Araschnia levana*) som just nu tycks vara på inmarsch i vårt land. Den generation som kläcks ur den övervintrande puppan skiljer sig helt i vingfärg från den direktutveck-

lande sommargenerationen, och t.o.m. de hanliga genitalierna är olika. Det ledde till att de båda generationerna först beskrevs som två olika arter.

Nästan lika anmärkningsvärda är säsongsformerna hos vinbärsfuksen (Fig. 5). I vårt land har arten bara en generation per år och därför förekommer normalt bara den mörka, övervintrande, formen. I t.ex. England kläcks ca 30-40% av fjärilarna i den första generationen som ljusa, direktutvecklande, fjärilar. Dessa har en snabbare utveckling som larver och puppor, för att sedan som vuxna snabbt bli könsmogna och reproducera sig. På laboratoriet kan man få även den svenska vinbärsfuksens larver att utvecklas till ljusa fjärilar, genom att utsätta dem för ökande dagslängder (Nylin 1989, 1992). De båda formernas liv skiljer sig ordentligt; den ljusa formen lever som vuxen bara under några få sommarveckor medan den mörka kan kläckas redan i juli varefter den måste överleva ända till nästa vår. Bengt Karlsson och Per-Olof Wickman (1989) har visat att denna stora skillnad i livslängd har lett till att formerna har olika konstruktion. Fjärilar, som kan inta grundämnet kväve som vuxna i bara mycket begränsad mängd, har all anledning att hushålla med denna viktiga resurs. Kväve är en viktig beståndsdel i protein, och behövs därmed både för att bygga upp kroppen, för att livets biokemiska maskineri ska fungera och för att fjärilen ska kunna producera ägg och spermier. Vinbärsfuksens mörka form har mycket av kvävet (som den tillgodogjort sig som larv från värdväxten) i framkroppen och i vingarna, troligen för att bli mer hållbar och slitstark under sitt nästan ett helt år långa liv som vuxen. Den ljusa formen, med sitt korta liv, lägger desto mer i bakkroppen och satsar alltså på reproduktion. I övrigt är fortfarande mycket lite känt om varför det egentligen finns säsongsformer hos dessa och andra fjärilsarter.

Variation i plasticitet

Vilka andra mönster kan man se i fjärilarnas plasticitet? Särskilt intressant är variation i s.k. livshistorieegenskaper, såsom tillväxthastighet, utvecklingstid och slutlig storlek. Anledningen är att sådana egenskaper har mycket stor betydelse för en organisms "fitness", d.v.s. framgång i det naturliga urvalet. En idealisk organism borde ju växa oerhört snabbt för att på kort tid uppnå enorm storlek. På så sätt minimerar den risken att dö före reproduktionen samt maximerar reproduktionsframgången – eftersom stora hanar kan förväntas ha lättare att få honor, medan stora honor kan lägga fler ägg. Nu är ju detta ett ouppnåeligt ideal, eftersom det på olika sätt är svårt och kostsamt att växa snabbt, inte minst för att den tillgängliga födans kvantitet och kvalitet sätter vissa gränser. Följaktligen gäller det att göra det bästa möjliga av situationen, men vad som egentligen är det "bästa möjliga" varierar på ett åtminstone i teorin förutsägbart sätt från art till art, från population till population och från individ till individ (Gotthard & Nylin 1995). I vårt projekt testar vi dessa förutsägelser i experiment, för att se om våra teorier var riktiga. När förutsägelserna slår in innebär det att vi är på rätt spår, vi har förstått ytterligare något litet om hur insekternas liv fungerar. När de inte slår in så är det dags att ta ett steg tillbaka och tänka om.

Vi har funnit hos flera fjärilsarter att de använder sig av dagslängden inte bara för att avgöra om de ska direktutvecklas eller ej, utan också för att skynda på tillväxt och utveckling inom en och samma utvecklingsväg i situationer när dagslängderna signalerar att det är bråttom, därför att vintern närmar sig. Så är det t.ex. hos kvickgräsfjärilen (Nylin et al. 1989) och vinbärsfuksen (Nylin 1992). Omvänt kan utvecklingen saktas av när det finns gott om tid, för att undvika de kostnader som kan vara förknippade med snabb tillväxt, t.ex. ökad svält- och predationsrisk (Gotthard et al. 1994). Hos kvickgräsfjärilen yttrar sig detta t.o.m. i att vissa dagslängder ger en helt kluven respons. En del individer försöker sig på direktutveckling, d.v.s. de tänker sig att hinna med en hel ytterligare generation samma sommar, och tillväxer därför med maxfart. Samtidigt ger andra familjemedlemmar upp möjligheten till direktutveckling och satsar på att övervintra före könsmognaden. Det innebär att den senare kategorin får mycket gott om tid på sig, och därför går de in i en flera månader lång viloperiod (sommardiapaus) då de knappast äter eller tillväxer alls (Wiklund et al. 1983, Nylin et al. 1989, Nylin et al. 1995).

Ett ovanligt tydligt exempel på artskillnader i plasticitet är ett experiment där vi jämförde två mycket nära besläktade fjärilar, nämligen berggräsfjärilen (*Lasiommata petropolitana*; Fig. 6) och vitgräsfjärilen (*L. maera*). Det finns egentligen bara en stor skillnad mellan dessa arter, nämli-



*Fig. 6. Berggräsfjärilen, **Lasiommata petropolitana**, är en av de arter som undersökts. Den övervintrar normalt i puppstadiet och flyger som vuxen i maj-juni. Det innebär att larverna tillväxer under sensommarens fallande dagslängder, och de tolkar en kort dagslängd som en signal att vintern närmar sig. Foto: Christer Wiklund.*

*One of the studied species, **Lasiommata petropolitana**, hibernates in the pupal stage. Larvae develop in late summer when daylengths are falling, and a short daylength is consequently interpreted as signalling a late date.*



*Fig. 7. Larv av vitgräsfjärilen, **Lasiommata maera**. Denna art övervintrar som halvvuxen larv och slutför sedan sin utveckling under försommarens stigande dagslängder. Larven tolkar därför en lång dagslängd som att det är hög tid att slutföra utvecklingen. Den vuxna fjärilen flyger i juni-juli. Foto: Christer Wiklund.*

*Larva of **Lasiommata maera**. This species hibernates in the larval stage and completes development in early summer. Long daylengths are interpreted by the larva as signalling a late date.*

gen deras huvudsakliga övervintringsstadium. Vitgräsfjärilen övervintrar i Sverige normalt som halvvuxen larv (liksom de flesta andra gräsfjärilar) medan puppan är det normala övervintringsstadiet för den svenska populationen av berggräsfjäril. Denna skillnad har konsekvenser för arternas livscykler. Berggräsfjärilen flyger relativt tidigt på sommaren, och dess avkomma tillväxer sedan som larv under högsommarens fallande dagslängder innan förpuppningen på sensommaren. Vitgräsfjärilen flyger sent på sommaren, dess larver övervintrar, och tillväxer sedan nästa år under försommarens stigande dagslängder (Fig. 7). Vi förutsade därför att arternas plasticitet skulle skilja sig på motsvarande sätt (Fig. 8). Hos berggräsfjärilen borde en kort dagslängd signalera att det snart är vinter och hög tid att förpuppa sig. Hos vitgräsfjärilen borde en kort dagslängd snarare signalera att det är tidigt på våren och gott om tid kvar tills förpuppningen måste ske. Det visade sig också mycket riktigt (Fig. 8; Nylin et al. 1996) att de båda arterna uppvisar rakt motsatt form av plasticitet; larver av berggräsfjärilen växer snabbast i korta dagslängder, larver av vitgräsfjärilen växer snabbast i långa.

Jag nämnde tidigare att populationer av samma art från olika latituder typiskt skiljer sig i den kritiska dagslängden. Man finner också andra skillnader i plasticitet mellan populationer, och det intressanta är att även dessa skillnader ibland går att förutsäga. Kvickgräsfjärilen har t.ex. sina speciella problem genom att det är en av de ytterst få arter som i en och samma population kan använda sig av två olika övervintringsstadier, nämligen puppa eller halvvuxen larv. Stockholmspopulationen har normalt bara en generation per år och övervintrar som puppa. Det ger en livscykel av samma typ som berggräsfjärilen och vi finner mycket riktigt en plasticitet av samma typ, med snabb tillväxt i korta dagslängder.

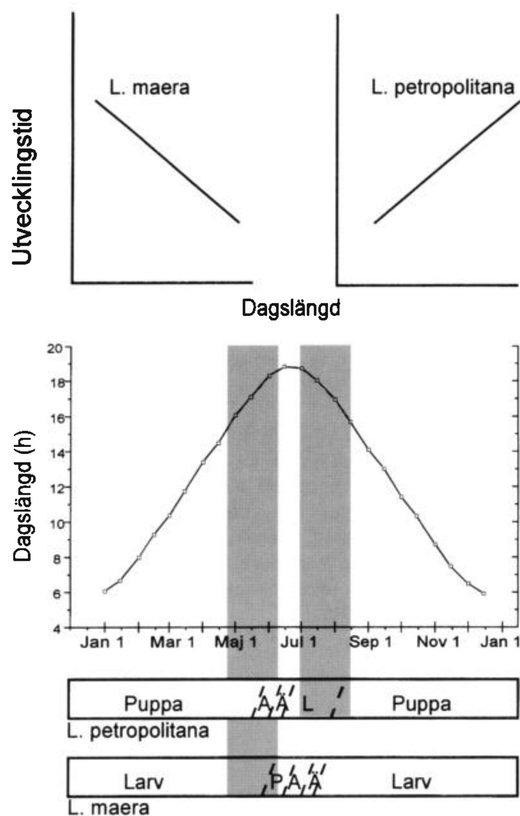


*Fig. 8. En schematisk illustration av förutsägelser och resultat rörande plasticitet i utvecklingstid hos vitgräsfjäril (**Lasiommata maera**) och berggräsfjäril (**L. petropolitana**). Underst: fenologi (A = adult, Ä = ägg, L = larv, P = puppa). Mitten: dagslängdsvariation över året. Den skuggade stapeln visar vid vilka dagslängder de flexibla sena larvstadierna normalt förekommer. Överst: som förutsades, uppvisar arterna rakt motsatt form av plasticitet; larver av berggräsfjärilen växer snabbast i korta dagslängder, larver av vitgräsfjärilen växer snabbast i långa.*

*A schematic illustration of plasticity in development time as a function of daylength in two satyrines (**Lasiommata maera** and **L. petropolitana**), differing in the developmental stage used for hibernation. Bottom: phenology, Middle: daylength variation over the year. Top: as predicted, the two species show opposite forms of plasticity.*

Livscykeln är mer komplicerad i t.ex. Skåne och England, där generationerna avlöser varandra. Först flyger puppövervintrarna, sedan larvövervintrarna, sedan puppövervintrarnas avkomma, sedan larvövervintrarnas avkomma, sedan puppövervintrarnas barnbarn... Det visar sig också att plasticiteten i tillväxthastighet ser annorlunda ut, framförallt i den engelska populationen. Här är larvövervintring vanligt, och dessutom är våren så tidig att även puppövervintrarnas avkomma kan tillväxa under stigande dagslängder och förpuppas kring midsommar (Fig. 1). Vi kan alltså förutsäga en plasticitet mer lik vitgräsfjärilens typ, och det är också vad vi finner (Nylin et al. 1995). Den skånska populationen är mycket genetiskt variabel, det går att finna plasticitet av båda typerna, även om det dominerande temat är snabbare utveckling i kortare dagslängder (Nylin et al. 1989, 1995).

Det naturliga urvalet har uppenbarligen också skapat en genetisk skillnad mellan könen i plasticitet. Hos de fjärilsarter som vi och andra hittills undersökt så är hanarna något mer benägna att gå in i diapaus än honorna, de har en längre kritisk dagslängd och går därför in i diapaus något tidigare på sensommaren (Fig. 4; Wiklund et al. 1992, Nylin 1992, Nylin et al. 1995). Vi tror att detta beror på en grundläggande skillnad mellan könen. Redan på Darwins tid var det känt att hanarna hos de flesta insekter, och många andra djur, dyker upp som könsmogna individer före honorna, ett fenomen som kallas protandri. Darwin menade att detta är ett resultat av konkurrens mellan hanarna om parningstillfällen, där hanarna maximerar sina chanser att få para sig med en hona genom att finnas på plats tidigt, en tolkning som också stöds av senare forskning (t.ex. Wiklund & Fagerström 1977, Nylin et al. 1993). Denna strävan att bli könsmogen tidigt yttrar sig t.ex. i att hanliga fjärilslarver växer snabbare än honliga. Men, ju senare på säsongen det blir, desto svårare blir det för en hane att tillväxa tillräckligt snabbt för att bli könsmogen i tid, och det verkar som om en del hanar i detta läge hellre går in i diapaus och satsar på att para sig nästa sommar istället.

Avslutning

Jag hoppas att denna resumé har gett en viss inblick i ett fascinerande ämne. Vår forskning på fjärilarnas livscykler och livshistorier går vidare, och det blir kanske anledning att återkomma. Alltför länge har variation i insekters tillväxt och utveckling setts som enbart ett passivt resultat av

vädrets makter. Vem kunde ana vidden av insekternas anpassningar till årstidernas växlingar, och deras förmåga att in i minsta detalj ställa in tillväxten med ledning av signaler från dagslängden? Det blir garanterat mer intressant att i naturen följa hur insekterna kommer och går, ju mer man vet om deras liv!

Litteratur

Danilevskii, A. S. 1965. Photoperiodism and seasonal development of insects. Engelska uppl. av ryska originalet från 1961. Edinburgh och London (Oliver & Boyd).

Gotthard, K. & Nylin, S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. – Oikos 74: 3-17.

Gotthard, K., Nylin, S. & Wiklund, C. 1994. Adaptive variation in growth rates: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. – Oecologia 99: 281-289.

Karlsson, B. & Wickman, P.-O. 1989. The cost of prolonged life: an experiment on a nymphalid butterfly. – Funct. Ecol. 3: 399-405.

Nylin, S. 1989. Effects of changing photoperiods in the life cycle regulation of the comma butterfly, *Polygonia c-album* (Nymphalidae). – Ecol. Entomol. 14: 209-218.

Nylin, S. 1992. Seasonal plasticity in life-history traits: growth and development in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae). – Biol. J. Linn. Soc. 47: 301-323.

Nylin, S., Wickman, P-O & Wiklund, C. 1989. Seasonal plasticity in the growth and development of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (Satyrinae). – Biol. J. Linn. Soc. 38: 155-171.

Nylin, S., Wiklund, C., Wickman, P.-O. & Garcia-Barros, E. 1993. Absence of trade-offs between early male emergence and sexual size dimorphism in a butterfly. – Ecology 74: 1414-1427.

Nylin, S., Wickman, P.-O. & Wiklund, C. 1995. Life cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable? – Biol. J. Linn. Soc. 55: 143-157

Nylin, S., Wickman, P.-O. & Wiklund, C. 1995. An adaptive explanation for male-biased sex ratios in overwintering monarch butterflies. – Anim. Behav. 49: 511-514.

Nylin, S., Gotthard, K. & Wiklund, C. 1996. Reaction norms for age and size at maturity in *Lasiommata* butterflies: predictions and tests. – Evolution 50: 1351-1358.

Wiklund, C. & Fagerström, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. – Oecologia 31:153-158.

Wiklund, C., Persson, A. & Wickman, P-.O. 1983. Larval aestivation and direct development as alternative strategies in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria* in Sweden. – Ecol. Entomol. 8: 233-238.

Wiklund, C., Wickman, P-O & Nylin, S. 1992. A sex difference in reaction norms for direct/diapause development as a result of selection for protandry. – Evolution 46: 519-528.

Summary

The seasonality of temperate areas is very demanding for butterflies and other insects. Through natural selection, a number of adaptations have been created to meet these demands: migration, seasonal morphs and plastic (flexible) life cycles. New research shows that butterfly larvae make use of information from the daylength to continuously "tune" growth and development according to time of the year, growing faster when in a hurry and slower when there is surplus time.